BULLETIN
du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION BIMESTRIELLE

zoologie

338

N° 481 SEPTEMBRE-OCTOBRE 1977

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
57, rue Cuvier, 75005 Paris

Le *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, revue bimestrielle, paraît depuis 1895 et publie des travaux originaux relatifs aux diverses branches de la Science.

Les tomes 1 à 34 (1895-1928), constituant la 1re série, et les tomes 1 à 42 (1929-1970), constituant la 2e série, étaient formés de fascicules regroupant des articles divers.

A partir de 1971, le *Bulletin* 3e série est divisé en six sections (Zoologie — Botanique — Sciences de la Terre — Sciences de l'Homme — Sciences physico-chimiques — Écologie générale) et les articles paraissent, en principe, par fascicules séparés.

S'adresser :

— pour les **échanges**, à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 9062-62) ;

— pour les **abonnements** et les **achats au numéro**, à la Librairie du Muséum, 36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 17591-12 — Crédit Lyonnais, agence Y-425) ;

— pour tout ce qui concerne la **rédaction**, au Secrétariat du *Bulletin*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.

Abonnements pour l'année 1977

Abonnement général : France, 530 F ; Étranger, 580 F.
Zoologie : France, 410 F ; Étranger, 450 F.
Sciences de la Terre : France, 110 F ; Étranger, 120 F.
Botanique : France, 80 F ; Étranger, 90 F.
Écologie générale : France, 70 F ; Étranger, 80 F.
Sciences physico-chimiques : France, 25 F ; Étranger, 30 F.

International Standard Serial Number (ISSN) : 0027-4070.

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
3e série, n° 481, septembre-octobre 1977, Zoologie 338

Étude biomécanique du mouvement de fermeture des mâchoires chez *Ventrifossa occidentalis* et *Coelorhynchus coelorhynchus* (Macrouridae, Gadiformes) [1]

par Patrick Geistdoerfer *

Abstract. — In two species with altogether different diets and buccal morphology, the movement of the jaws when closing and capturing preys was studied using a descriptive method based on X rays and graphs analysing the force exerted by the muscular system. The cranial myology and osteology of each species are described in detail, as are rotation axes of various anatomo-fonctional units, the force exerted by the jaw muscles and the part they play in closing the mouth. It appears that, although the jaws close in the same way in both species, the movement is not identical and differences that could be correlated with the trophic ecology of the two species are evident.

Résumé. — Chez deux espèces s'opposant tant par leur régime alimentaire que par leur morphologie buccale, le mouvement de fermeture des mâchoires, de capture des proies, a été étudié par une méthode descriptive basée sur des radiographies aux rayons X et l'analyse graphique des forces exercées par la musculature.

Pour chacune des espèces l'ostéologie et la myologie du crâne sont décrites en détail, puis sont précisés les axes de rotation des différentes unités anatomo-fonctionnelles, les forces exercées par les muscles des mâchoires et leur rôle dans le mouvement de fermeture.

Il apparaît en conclusion que bien que la fermeture des mâchoires se déroule selon la même séquence chez les deux espèces, elle n'est cependant pas strictement similaire d'une espèce à l'autre et des différences pouvant être mises en corrélation avec l'écologie alimentaire des espèces apparaissent.

Introduction

L'étude de l'alimentation d'un animal ne peut se limiter ni à celle du régime alimentaire, ni à celle de la morphologie et de la structure de son appareil digestif ; il est nécessaire de comprendre comment il saisit sa nourriture et quels sont les éléments anatomiques qui entrent en jeu. Chez les poissons, le seul organe préhensile est la bouche, et la capture des proies, ainsi que l'a montré Tchernavin (1948), fait intervenir l'ensemble de la région céphalique.

1. Cet article constitue un chapitre d'une thèse de doctorat d'État, soutenue le 13 novembre 1975, à l'Université de Paris 6.

* *Laboratoire d'Ichtyologie générale et appliquée du Muséum national d'Histoire naturelle, 43 rue Cuvier, 75005 Paris.*

Les travaux d'anatomie fonctionnelle concernant le mode d'alimentation des poissons sont assez nombreux depuis quelques années ; s'ils ont été consacrés en majorité aux Cyprinidae (Girgis, 1952 ; Matthes, 1963 ; Osse, 1969 ; Alexander, 1969), des représentants d'autres groupes ont cependant été étudiés : Holocéphales (Ribbink, 1971), Nandidae (Liem, 1970), Pleuronectiformes (Yazdani, 1969) ; Cottidae, Anguillidae et Ameiuridae (Alexander, 1970) ; Crossoptérygiens Coelacanthidae (Robineau et Anthony, 1973 ; Robineau, 1973).

De longue date, cependant, certains poissons bathypélagiques, en raison de leurs remarquables adaptations à la capture de proies de grandes tailles, ont retenu l'attention des ichtyologistes. Chez certains Stomiatoidei (Melanostomiatidae, Idiacanthidae, Malacosteidae, Chauliodontidae), les premières vertèbres ne sont pas ossifiées et la colonne vertébrale peut s'allonger lors de la capture des proies, en faisant basculer la tête en arrière, amenant la mâchoire supérieure à la verticale, et en abaissant la mâchoire inférieure (Regan et Trewavas, 1930 ; Tchernavin, 1948, 1953). Chez les Lyomeri on retrouve, quoique réalisée de façon différente, une adaptation de même type que celle observée chez les Stomiatoidei (Tchernavin, 1947*a*, *b*).

Non seulement les Macrouridae n'ont pas fait l'objet d'étude d'anatomie fonctionnelle, mais leur squelette, jusqu'au travail d'Okamura (1970*b*) n'avait pas été étudié. Seuls avaient présenté des dessins des os céphaliques de Macrouridae, Garman (1899, *Coryphaenoides anguilliceps* = *Macrurus anguliceps* et *Trachyrhynchus helolepis*) et Gregory (1933, *Lionurus carapinus* = *Coryphaenoides carapinus*). Leur musculature n'a jamais été décrite.

Nous n'avons, pour notre part, cherché ni à faire une description ostéologique et myologique, ni à étudier l'évolution des éléments osseux ou musculaires à travers les genres et espèces de Macrouridae (cf. Okamura, 1970*b*), mais à mettre en évidence comment s'effectuait la capture des proies chez deux espèces d'écologies alimentaires différentes : *Ventrifossa occidentalis* à bouche terminale, forte dentition, à tendance prédatrice et *Coelorhynchus coelorhynchus*, à bouche infère, aux dents nombreuses mais réduites, à tendances microphage et benthophage (Geistdoerfer, 1975).

Dès 1948, Tchernavin a montré comment se réalise, chez les poissons osseux, la préhension des proies, et sa description générale s'applique aux Macrouridae, aussi ne la reprendrons-nous pas ici. Nous nous sommes au contraire attaché à mettre en évidence d'une part l'efficacité mécanique des différentes sections du muscle adducteur de la mandibule qui joue le rôle essentiel lors de la fermeture des mâchoires, d'autre part les actions résultant de ce mouvement sur les différents segments du crâne, en n'envisageant que les phénomènes déterminants lors de la saisie des proies, ceux qui se déroulent dans le plan vertical.

Méthodologie

La récolte de Macrouridae vivants n'est actuellement pas possible et donc toute expérimentation est exclue. Aussi, nous avons fait appel à une méthode descriptive utilisée par Gomes et Gasc (1973) chez le Saurien *Ophisaurus apodus*, basée sur des radiographies aux rayons X et l'analyse graphique des forces exercées par la musculature.

Les spécimens employés pour cette étude avaient été conservés congelés. Après décongélation, nous avons pris des radiographies, en projection sagittale, pour trois positions du

mouvement de fermeture à vide des mâchoires : l'ouverture maximum permise par l'extension passive des muscles, la fermeture complète en occlusion et une position intermédiaire.

Des repères radio-opaques ont été placés en différents emplacements de la tête afin de faciliter la reconnaissance des pièces osseuses ; deux de ces repères, en outre, implantés sur le corps de l'animal, ont permis de définir un axe fixe vis-à-vis duquel on peut repérer les différentes positions prises par les pièces anatomiques céphaliques.

La connaissance ostéologique et myologique de la tête permet de déterminer avec précision sur les radiographies les éléments qui interviennent dans le mouvement : axes mécaniques, centre de rotation des segments, direction des forces développées au cours de la contraction des muscles. Les axes mécaniques sont tracés en unissant les centres de rotation, sauf pour la mandibule, libre à son extrémité.

L'analyse du mouvement se fait graphiquement en projection sur un plan sagittal. Chaque muscle est représenté par un vecteur force dont la direction est donnée par la fibre moyenne du muscle, c'est-à-dire celle qui correspond au centre de l'aire d'insertion et dont le point d'application est supposé être au centre de gravité du segment mobile. L'intensité de la force est évaluée grossièrement d'après le volume musculaire.

Les forces sont décomposées selon l'axe mécanique sur lequel elles agissent, ce qui donne une force de rotation, R, perpendiculaire à l'axe, et une force de stabilisation qui agit selon l'axe. La résultante des forces de rotation sur l'axe mécanique est déterminée par le polygone des forces. La décomposition de la force de stabilisation est faite au niveau de chacun des centres de rotation de l'axe mécanique sur lequel elle s'exerce, selon les autres axes mécaniques, aboutissant à ce centre.

On peut reconnaître avec Gomes et Gasc (1973) des « muscles de vitesse » « situés entre le point d'application de la résultante et le centre de rotation » de l'axe considéré, et des « muscles de puissance », « ceux situés au-delà du point d'application de la résultante ». Les premiers ont un bras de levier faible tandis que celui des seconds est fort.

Étudiant la capture, nous n'avons étudié que les mouvements de l'ensemble hyomandibulaire-carré et des mâchoires, supposant que le crâne est un solide indéformable.

Rappel ostéologique
(Fig. 1 et 2)

Dorsalement, la région antérieure du crâne est constituée par les deux os **nasaux**. Ils sont unis l'un à l'autre sur la ligne médiane, très fermement chez *Coelorhynchus coelorhynchus*, plus lâchement chez *Ventrifossa occidentalis*, et forment une crête nasale. Chacun d'eux se divise antérieurement en deux processus, l'un médian, qui correspond à l'extrémité du museau, l'autre latéral. Les os nasaux sont fortement convexes et sont très allongés chez *Coelorhynchus coelorhynchus*. Ils délimitent entre eux une cavité dans laquelle viennent s'insérer les processus ascendants des prémaxillaires. Les os nasaux se joignent aux frontaux postérieurement (soudés à eux chez *Coelorhynchus coelorhynchus*, libres chez *Ventrifossa occidentalis*), et avec chaque os pré-frontal et pré-orbital ventralement.

Les deux **pré-frontaux**, grossièrement rectangulaires, constituent la bordure antérieure de l'orbite. Ils sont solidement soudés aux frontaux dorsalement, à l'ethmoïde dorsalement et ventralement ; entre eux et cet os il y a un foramen dans lequel passe le nerf olfactif.

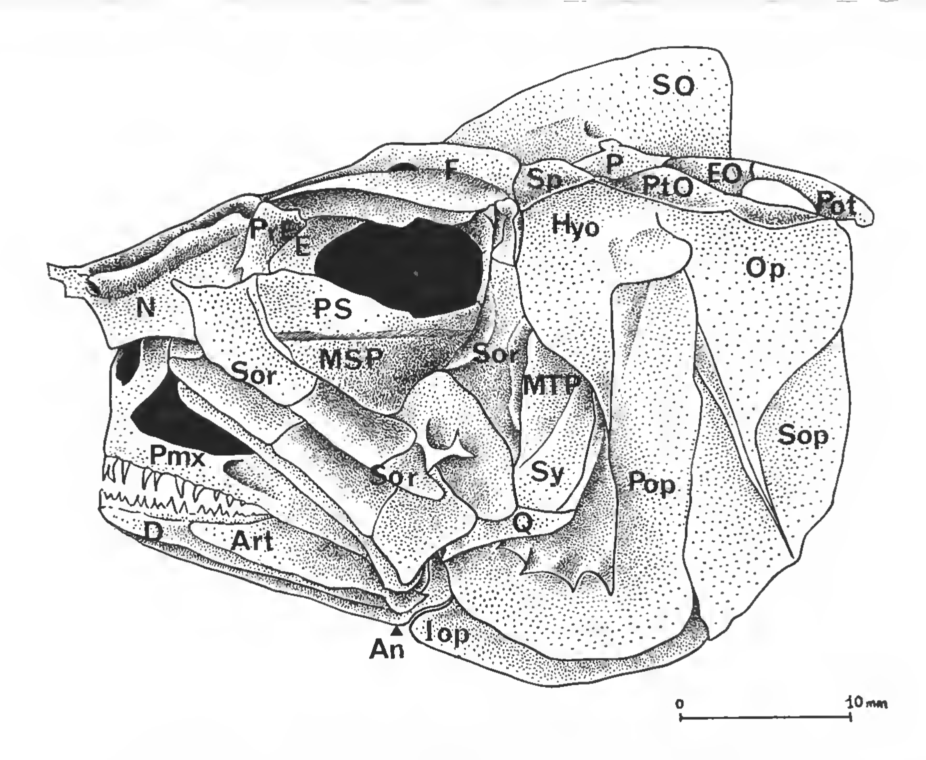


FIG. 1. A. — Crâne de *Ventrifossa occidentalis*, vue latérale.
A1, alisphénoïde ; An, angulaire ; Ar, articulaire ; BO, basioccipital ; D, dentaire ; E, ethmoïde ; EO, épiotique ; ExO, exoccipital ; F, frontal ; Hyo, hyomandibulaire ; Iop, interopercule ; MSP, mésoptérygoïde ; MTP, métaptérygoïde ; Mx, maxillaire ; N, nasal ; Op, opercule ; Ops, opisthotique ; P, pariétal ; Pal, palatin ; Pmx, prémaxillaire ; Pop, préopercule ; Pot, post-temporal ; PrF, pré-frontal ; PrO, prootique ; PS, parasphénoïde ; Pt, pterygoïde ; PtO, ptérotique ; Q, carré ; SO, supra-occipital ; Sop, sous-opercule ; Sor, os sous-orbitaires ; Sp, sphénotique ; Sy, symplectique ; V, vomer.

L'**ethmoïde**, vertical, s'insère dorsalement et dans la partie médiane entre les deux frontaux et les deux nasaux. Ventralement il est séparé du vomer par un cartilage rostral, et des pré-frontaux latéralement. Postérieurement, il sépare le parasphénoïde des frontaux.

Le **vomer** forme un losange, surmonté par le cartilage rostral qui s'amincit postérieurement entre lui et la partie antérieure du parasphénoïde.

Le **parasphénoïde** forme un axe ventral. Il sépare les deux cavités orbitaires par sa région antérieure triangulaire et se dresse verticalement. Postérieurement, il s'élargit et se bifurque formant la partie antéro-ventrale de la boîte crânienne. Il est soudé antérieuremant à l'ethmoïde, et postérieurement aux prootiques et au basioccipital.

Les deux **frontaux**, solidement unis l'un à l'autre, constituent le plafond de la cavité orbitaire et la partie antéro-dorsale de la boîte crânienne. Vus de face, ils forment un dièdre particulièrement aigu chez *Coelorhynchus coelorhynchus*. Ils portent plusieurs crêtes : une crête médiane antérieure qui prolonge celle des os nasaux, la crête frontale (selon la nomenclature d'OKAMURA, 1970), qui se bifurque postérieurement chez *Ventrifossa occidentalis*, deux crêtes médio-latérales frontales (absentes chez *Coelorhynchus coelorhynchus*), deux crêtes

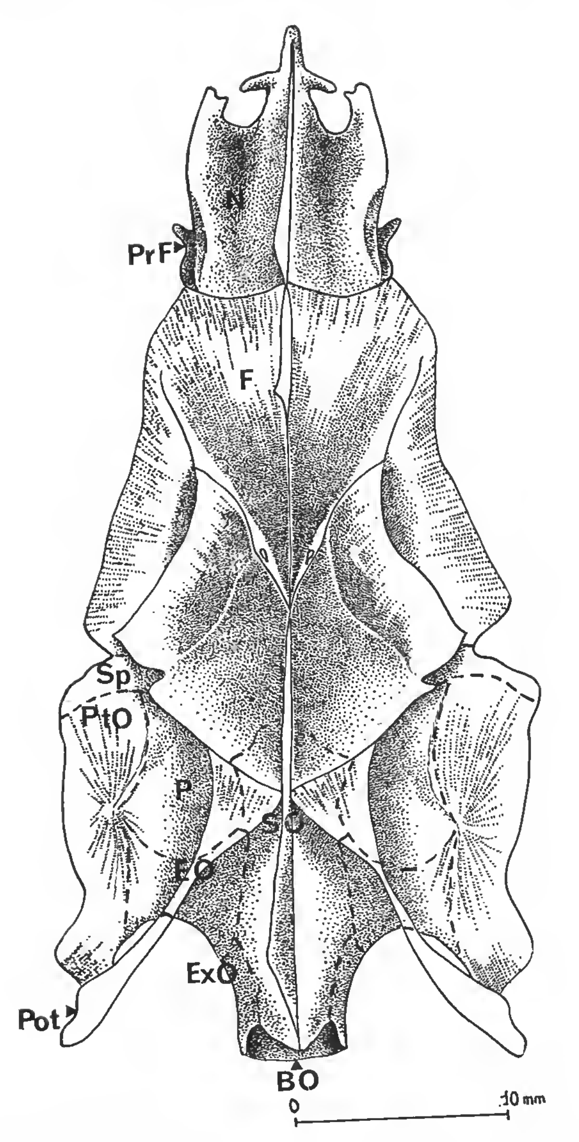


Fig. 1 B. — Crâne de *Ventrifossa occidentalis*, vue dorsale.

latéro-frontales. Les frontaux sont unis antérieurement aux nasaux (chez *Coelorhynchus coelorhynchus*), aux pré-frontaux et à l'ethmoïde, postérieurement aux sphénotiques, aux pariétaux et au supra-occipital, ventralement à l'alisphénoïde. Au niveau de la suture frontal-sphénotique, le rebord de la voûte crânienne est échancré.

Chaque **sphénotique** est soudé antérieurement au frontal, latéralement au pariétal, postérieurement au ptérotique, ventralement à l'alisphénoïde et au prootique.

Chaque **pariétal** porte une crête, crête pariétale, qui, chez *Coelorhynchus coelorhynchus*,

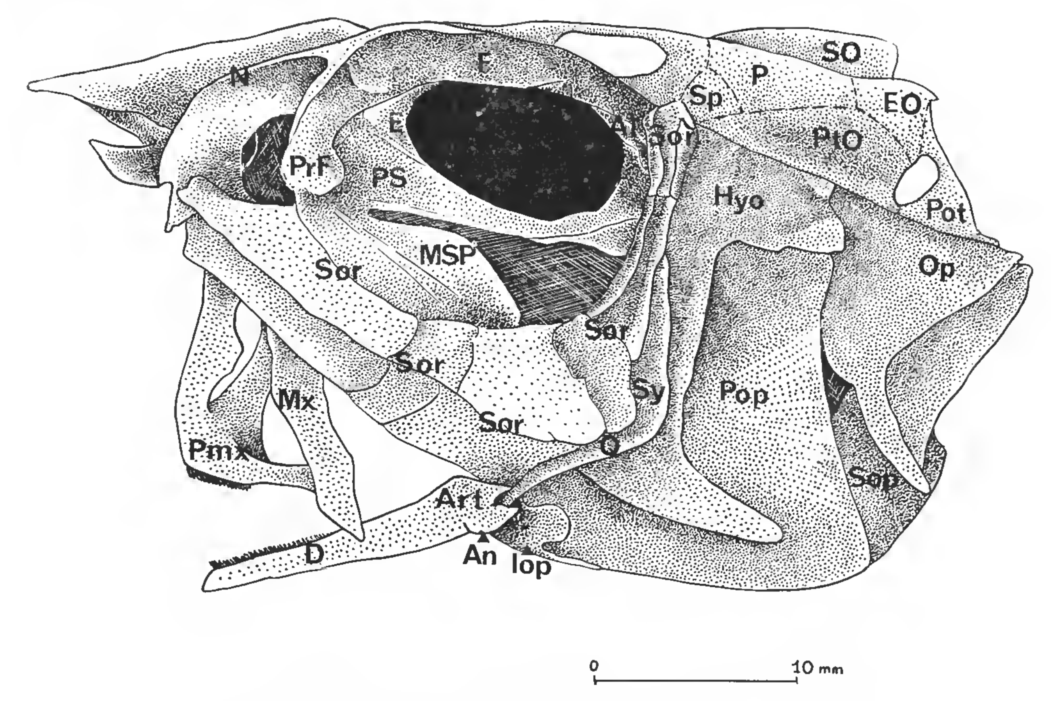


Fig. 2 A. — Crâne de *Coelorhynchus coelorhynchus*, vue latérale. (Abréviations, voir fig. 1.)

est dans le prolongement de la crête latéro-frontale ; il est bordé par le frontal antérieurement, le sphénotique et le supra-occipital latéralement et médianement. Avec le supra-occipital, les pariétaux forment la partie centrale dorsale de la boîte crânienne.

Le **supra-occipital** est constitué d'une crête verticale médiane et d'une partie horizontale qui appartient à la voûte crânienne. La crête est réduite chez *Coelorhynchus coelorhynchus*, bien développée chez *Ventrifossa occidentalis*, bordée postérieurement par la première épine neurale. Chez *Ventrifossa occidentalis*, elle se présente en vue dorsale comme résultant de la confluence des deux crêtes médio-latéro-frontales. Le supra-occipital est entouré d'avant en arrière par les frontaux, les pariétaux, les épiotiques, les exoccipitaux.

Les **épiotiques**, triangulaires, occupent dorsalement la partie postérieure du crâne. Chaque épiotique est entouré par le pariétal, le ptérotique, l'exoccipital, le supra-occipital, et porte la branche supérieure du post-temporal.

Os aplati, latéro-dorsal, chaque **ptérotique** est uni au sphénotique, au pariétal, à l'épiotique, à l'exoccipital et ventralement au prootique et à l'opisthotique. L'extrémité dorsale de l'hyomandibulaire s'articule dans la partie ventrale du ptérotique.

Triangulaires, les **alisphénoïdes** sont soudés aux frontaux antérieurement, aus phénotique et au ptérotique postérieurement, au prootique ventralement.

Les **prootiques** sont entourés d'avant en arrière par les alisphénoïdes dorsalement, les parasphénoïdes (qui les recouvrent partiellement) ventralement, les sphénotiques et ptérotiques dorsalement, les opisthotiques et le basioccipital postérieurement.

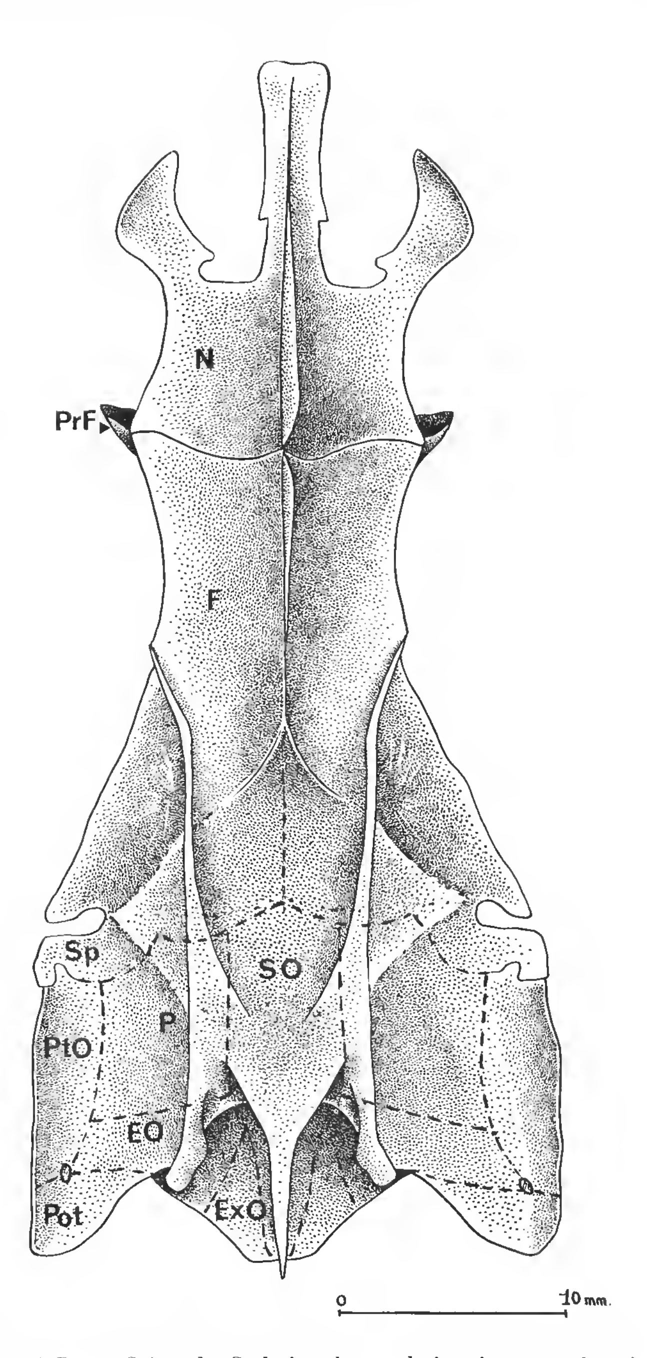


Fig. 2 B. — Crâne de *Coelorhynchus coelorhynchus*, vue dorsale.

Les **opisthotiques** qui recouvrent le bulbe auditif, sont entourés par les prootiques, les ptérotiques, les exoccipitaux et le basioccipital. Ils portent la branche inférieure du post-temporal.

Les **exoccipitaux** de forme triangulaire sont au contact des basioccipitaux, des ptérotiques et des épiotiques. Ils sont traversés par le foramen du nerf vague, et constituent la partie postérieure de la boîte crânienne.

Le **basioccipital** forme postérieurement la carène de la boîte crânienne, dans le prolongement du parasphénoïde qui le recouvre, dans sa partie antérieure. Il est également uni aux sphénotiques et aux ptérotiques.

La série **sous-orbitaire** est constituée de six os qui bordent ventralement et postérieurement l'orbite.

Le premier os de la série, le plus antérieur, os préorbitaire ou lacrymal, est uni au nasal et, par l'intermédiaire d'un processus ascendant, au prénasal. Cet os, comme le suivant auquel il est uni, le premier sousorbital, ou jugal, est allongé et « rectangulaire ». Ces deux os sont fortement convexes et constituent comme un tunnel qui est le canal infraorbitaire.

Les deuxième et troisième os sousorbitaires sont situés à l'angle postéro-ventral de l'orbite ; le premier est éliminé de la bordure proprement dite de l'orbite.

Les quatrième et cinquième os sousorbitaires bordent postérieurement l'orbite et abritent le canal postorbitaire. Le dernier os est logé dans l'échancrure qui existe entre le frontal et le sphénotique et est fortement soudé à ces deux os.

L'os **palatin**, os pair, est allongé. Antérieurement il est, d'une part, par l'intermédiaire d'un mince processus qui est orienté vers le bas presque à angle droit avec l'axe du palatin, articulé avec le maxillaire, d'autre part, par des ligaments, uni au prémaxillaire et au préfrontal. Postérieurement il est uni au mésoptérygoïde et au ptérygoïde.

Le **mésoptérygoïde**, grossièrement rectangulaire et réduit chez *Coelorhynchus coelorhynchus*, triangulaire et bien développé chez *Ventrifossa occidentalis*, constitue le plancher de l'orbite. Chez *Ventrifossa occidentalis*, il est uni antérieurement au palatin, ventralement au ptérygoïde et au carré, postéro-ventralement au métaptérygoïde ; dorsalement, il rejoint le parasphénoïde dont il reste séparé ; son bord postéro-dorsal est libre. Chez *Coelorhynchus coelorhynchus* le mésoptérygoïde n'est uni au ptérygoïde que dans sa partie antérieure car une bande de cartilage le sépare de la plus grande partie du ptérygoïde, du carré et du métaptérygoïde.

Le **ptérygoïde** est un os allongé qui prolonge le palatin et rejoint le carré. Chez *Ventrifossa occidentalis* il est uni au mésoptérygoïde dorsalement.

Les mésoptérygoïde et métaptérygoïde sont séparés du ptérygoïde et du carré par d'importantes zones cartilagineuses dans le genre *Malacocephalus*, à la différence du genre *Ventrifossa* (Okamura, 1970). Ce n'est que récemment (Marshall, 1973) que l'espèce *occidentalis* a été enlevée du premier de ces genres pour être rattachée au second ; la disposition des os et des zones cartilagineuses de cette région confirme l'appartenance de l'espèce *occidentalis* au genre *Ventrifossa*.

Le **métaptérygoïde** est un os pentagonal aplati. Il est entouré par le mésoptérygoïde antérieurement, le carré ventralement, le symplectique et l'hyomandibulaire postéro-dorsalement ; son bord antéro-dorsal est libre. Chez *Coelorhynchus coelorhynchus* il est séparé du carré et du mésoptérygoïde par une zone de cartilage.

Le **carré** est un os triangulaire et épais. Il est uni au ptérygoïde, au métaptérygoïde,

au symplectique et au préoperculaire chez *Ventrifossa occidentalis*, mais, chez *Coelorhynchus coelorhynchus*, on vient de le voir, il est séparé du métaptérygoïde. Le condyle dans sa partie antéro-ventrale se loge dans la dépression de l'articulaire qui est ainsi articulé sur le carré.

Le **symplectique** est entouré par le métaptérygoïde, le carré, le préoperculaire ; il est séparé de l'hyomandibulaire par une petite zone cartilagineuse.

Le **hyomandibulaire** est un os de forme complexe qui s'articule dans la région sphénotique du neurocrâne. Il est constitué de deux lames triangulaires. Une lame externe dont la base correspond à l'articulation de l'os sur le crâne, se prolonge vers le bas par une crête qui constitue son bord postérieur ; cette lame a, en partie postéro-dorsale, un processus qui s'étend vers l'arrière et qui, au-delà du préopercule, rejoint l'opercule. Une lame interne, partiellement masquée, en vue latérale, par la précédente, est bordée ventralement par le métaptérygoïde, mais est séparée du symplectique par une petite zone cartilagineuse.

La série operculaire est constituée de quatre os : le préopercule, l'interopercule, le sous-opercule et l'opercule.

Le **préopercule** est un os en L qui recouvre partiellement l'interopercule. Il est bordé antérieurement par l'hyomandibulaire et le carré. Son bord antérieur forme une crête verticale qui se prolonge ventralement vers l'avant par une crête qui correspond au toit du canal préoperculaire ; cette dernière crête peut, comme chez *Coelorhynchus coelorhynchus*, se prolonger jusqu'à la limite postérieure du préopercule, ou, comme chez *Ventrifossa occidentalis*, être ornée de trois petites crêtes rayonnantes dirigées vers le bas.

L'**interopercule** est uni assez lâchement à la face interne du préopercule par un court ligament ainsi qu'à l'interhyal et à l'épihyal. Recouvert en partie, ou presque totalement, par le préopercule, il est large et bien visible chez *Ventrifossa occidentalis*, allongé et peu visible latéralement chez *Coelorhynchus coelorhynchus*.

Le **sous-opercule** est en partie recouvert par l'opercule. Il forme la partie postéro-ventrale de la tête.

L'**opercule** a sa région antéro-dorsale légèrement recouverte par le préopercule et il déborde lui-même sur le sous-opercule. Il est suspendu au neurocrâne dans la région ptérotique. Un processus antéro-dorsal assure la jonction de l'opercule avec le processus hyomandibulaire. L'opercule, de forme triangulaire, particulièrement réduit chez *Coelorhynchus coelorhynchus* porte, sur sa face externe, une crête en V dont le sommet est le processus antéro-dorsal.

La mâchoire supérieure est constituée de deux os : le maxillaire et le prémaxillaire qui porte les dents et qui, comme chez tous les Gadiformes, borde seul la mâchoire supérieure.

Le **prémaxillaire** est composé de deux parties : un processus ascendant antérieur, au niveau de la symphyse prémaxillaire, et le corps, horizontal, qui porte les dents. Le processus est divisé en une branche antérieure, mince, et une branche postérieure élargie ; entre les deux branches un bloc cartilagineux. Le processus se loge, lorsque la mâchoire est fermée, dans la cavité constituée par les deux os nasaux dorsalement et latéralement, par l'ethmoïde postérieurement ; celui-ci a sur sa partie antérieure une crête médiane verticale sur laquelle la pièce cartilagineuse, lors des mouvements verticaux de la mâchoire supérieure, glisse.

Le prémaxillaire se présente de façon différente chez les deux espèces : long (atteignant le carré) avec un processus relativement court (41 % de la longueur du corps) chez *Ventrifossa occidentalis*, espèce à bouche subterminale, court (n'atteignant pas le carré)

avec un haut processus (200 % de la longueur du corps) chez *Coelorhynchus coelorhynchus*. OKAMURA (1970*b*) a déjà remarqué que le prémaxillaire était d'autant plus court, le processus ascendant d'autant plus long que la bouche était plus infère, plus protractile. En outre, chez la première espèce, le prémaxillaire porte dorsalement un processus sur lequel s'insère un ligament qui l'unit à la région postérieure du maxillaire ; chez la seconde espèce, la partie postérieure de l'os est bifurquée, la branche supérieure correspond au processus. Chaque prémaxillaire est uni à l'os palatin par un ligament qui va de celui-ci au processus antérieur de celui-là.

La longueur du prémaxillaire de *Ventrifossa occidentalis* est presque égale à celle du maxillaire (92 %) tandis que celle du prémaxillaire de *Coelorhynchus coelorhynchus* est nettement inférieure à celle du maxillaire (44 %).

Le **maxillaire** est un os allongé et robuste situé dorsalement et parallèlement au prémaxillaire. Sa partie antérieure est élargie. Chez *Ventrifossa occidentalis* il est échancré postérieurement. Chaque maxillaire est uni par un ligament non seulement au prémaxillaire mais aussi postérieurement au dentaire, antérieurement à l'ethmoïde.

La mâchoire inférieure est constituée de trois os : dentaire, qui porte les dents, articulaire et angulaire.

Le **dentaire** forme un dièdre à arête dorsale et dont le côté interne est un peu plus haut que le côté externe. Postérieurement il est fortement échancré et sa branche se relève postérieurement.

L'**articulaire**, triangulaire, s'insère dans l'échancrure du dentaire, auquel il est soudé. Sa partie postérieure forme une dépression dans laquelle vient s'articuler le carré. Chez les deux genres, postéro-ventralement, le bord de l'articulaire s'incurve en crochet, de façon très caractéristique.

Enfin **l'angulaire**, petit os situé dans l'angle postéro-ventral de la mandibule, est soudé à la face interne du dentaire et de l'articulaire. Il est uni par un court ligament à l'interopercule.

RAPPEL MYOLOGIQUE
(Fig. 3 et 4)

Les muscles striés des poissons, notamment ceux de la tête (EDGEWORTH, 1935) ont été décrits à de nombreuses reprises, chez différentes espèces, mais avec une très grande variété de noms ; aussi nous nous sommes référés à la mise au point récente de WINTERBOTTOM (1974) qui, pour chaque muscle, a d'une part établi la liste des synonymes, d'autre part indiqué quel était le nom qui lui paraissait le plus correct ; c'est sa nomenclature que nous avons adoptée ici.

Il existe, chez les Macrouridae, un ligament maxillo-mandibulaire, *ligamentum primordium*, qui s'étend de la région postéro-latérale de l'angulaire à la région postéro-dorsale du maxillaire.

L'*adductor mandibulae* est un muscle puissant qui se subdivise en quatre sections. La section A_1 a son origine sur l'hyomandibulaire, le préopercule, le métaptérygoïde, et vient s'insérer sur la région antérieure du ligament maxillo-mandibulaire, juste en arrière du maxillaire. On peut distinguer dans cette section A_1, deux sous-sections $A_1\alpha$ ventro-latérale

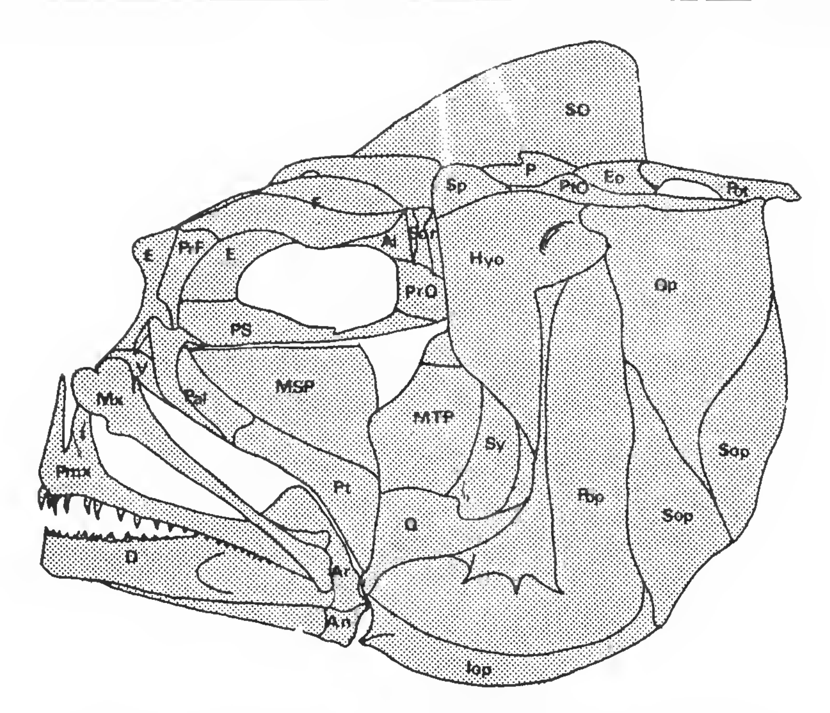


Fig. 3 A. — Musculature céphalique de *Ventrifossa occidentalis* : le crâne après ablation des os nasaux et des os de la série sous-orbitaire. (Abréviations, voir fig. 1.)

et $A_1\beta$ dorso-latérale. La section A_2, ventrale par rapport à la précédente, a pour site d'origine l'hyomandibulaire, le préopercule, le symplectique, le carré et s'insère également sur le ligament maxillo-mandibulaire au niveau de son attache sur la mâchoire inférieure. La section A_3, interne par rapport aux précédentes, a son origine sur l'hyomandibulaire, le métaptérygoïde et le symplectique ; elle s'insère sur la face postéro-latérale interne de la mandibule. La section Aw ou intramandibulaire occupe la fosse de Meckel ; ses fibres s'attachent sur le dentaire et sur l'articulaire et sont en continuité avec celles de la section A_3 par l'intermédiaire du tendon qui fixe cette dernière sur la mandibule.

L'*adductor arcus palatini* a son origine sur le parasphénoïde et le prootique et son insertion sur l'hyomandibulaire, le métaptérygoïde, le symplectique, le mésoptérygoïde, le palatin. Il recouvre la fissure infraorbitaire.

L'*adductor hyomandibulae* triangulaire, a son origine sur le sphénotique et le ptérotique et s'insère sur la partie postérieure de l'hyomandibulaire.

Le *levator operculi* part du ptérotique vers la face dorsale de l'opercule.

L'*adductor operculi* a pour site d'origine le sphénotique et le ptérotique ; il s'insère sur l'opercule juste en arrière de l'articulation de cet os avec l'hyomandibulaire.

Le *levator arcus palatini* a son origine sur le sphénotique et sur la partie postérieure du frontal et s'insère sur la face dorsale de l'hyomandibulaire.

Le *dilatator operculi* a pour origine la région postérieure du sphénotique et le ptérotique et s'insère sur le processus antéro-dorsal de l'opercule.

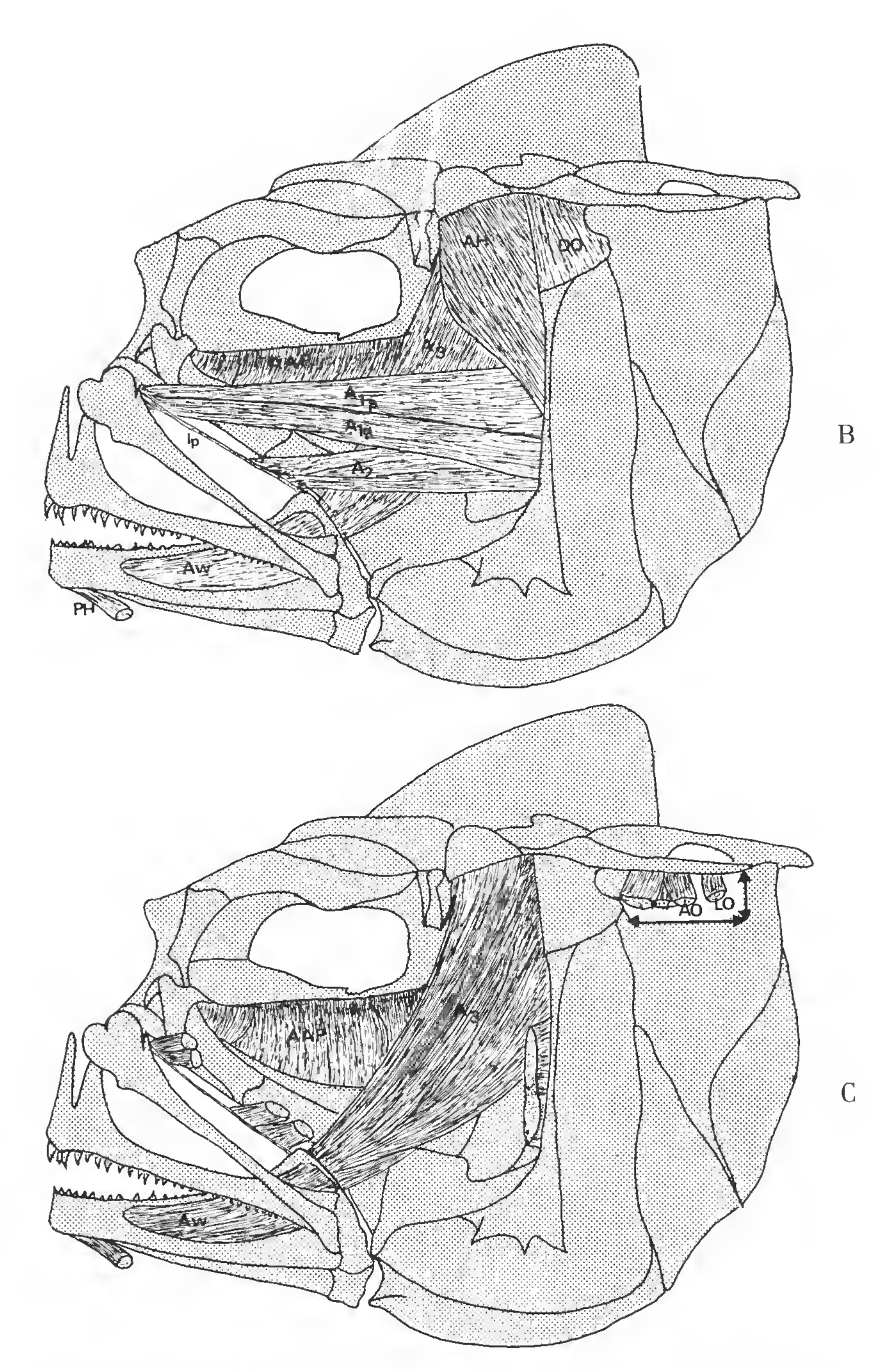


Fig. 3 B. — Musculature céphalique superficielle de *V. occidentalis* (la sous-section Aw de l'*adductor mandibulae* n'est pas en réalité visible en vue latérale externe).

Fig. 3 C. — Musculature céphalique de *V. occidentalis* après ablation des sections A_1 et A_2 de l'*adductor mandibulae*. L'opercule est entaillé pour que soient visibles les muscles qu'il masque.

A_1 et A_2 : sous-sections de la section A_1 de l'*adductor mandibulae* ; A_2, A_3 et Aw : sections de l'*adductor mandibulae* ; AAP : *adductor arcus palatini* ; AH : *adductor hyomandibulae* ; AO : *adductor operculi* ; DO : *dilatator operculi* ; LO : *levator operculi* ; lp : ligament maxillo-mandibulaire ; PH : *protractor hyoidei*.

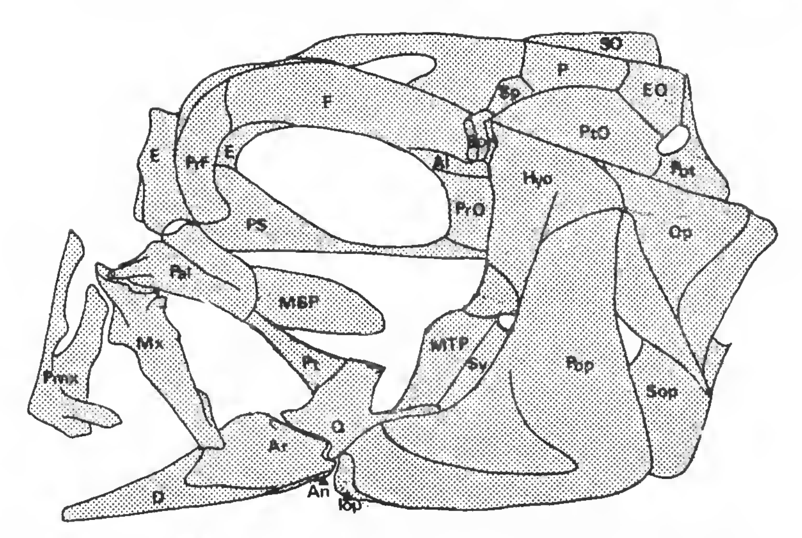


Fig. 4 A. — Musculature céphalique de *Coelorhynchus coelorhynchus* : le crâne après ablation des os nasaux et des os de la série sous-orbitaire. (Abréviations, voir fig. 1.)

L'*intermandibularis* est un petit muscle qui unit transversalement et antérieurement les deux mâchoires inférieures.

Le *protractor hyoidei* unit l'arc hyoïde à la mâchoire inférieure : chacun des deux faisceaux musculaires va du bord antéro-ventral du dentaire près de la symphyse mandibulaire, au cératohyal antérieur.

Mouvement de fermeture des mâchoires

Lors de l'ouverture de la bouche chez les Macrouridae, comme chez les autres Téléostéens (Tchernavin, 1948 ; Daget, 1964), d'une part, la contraction des muscles dorsaux et dorso-latéraux du corps entraîne, associée à une faible courbure de la région la plus antérieure de la colonne vertébrale, un léger basculement vers l'arrière du neurocrâne, d'autre part les parois de la cavité bucco-pharyngienne, sous l'action des muscles branchiaux, hyoïdiens et pectoraux, s'écartent, tandis que les muscles mandibulaires abaissent la mâchoire inférieure.

Le mouvement de fermeture est le mouvement de capture.

Ventrifossa occidentalis (fig. 5 et 6)

1. **Bouche ouverte** (fig. 5-1)

Les forces exercées par les sections $A_1\alpha$, $A_1\beta$ et A_2 de l'*adductor mandibulae* ont leur point d'application sur le ligament maxillo-mandibulaire, et leur résultante, établie graphi-

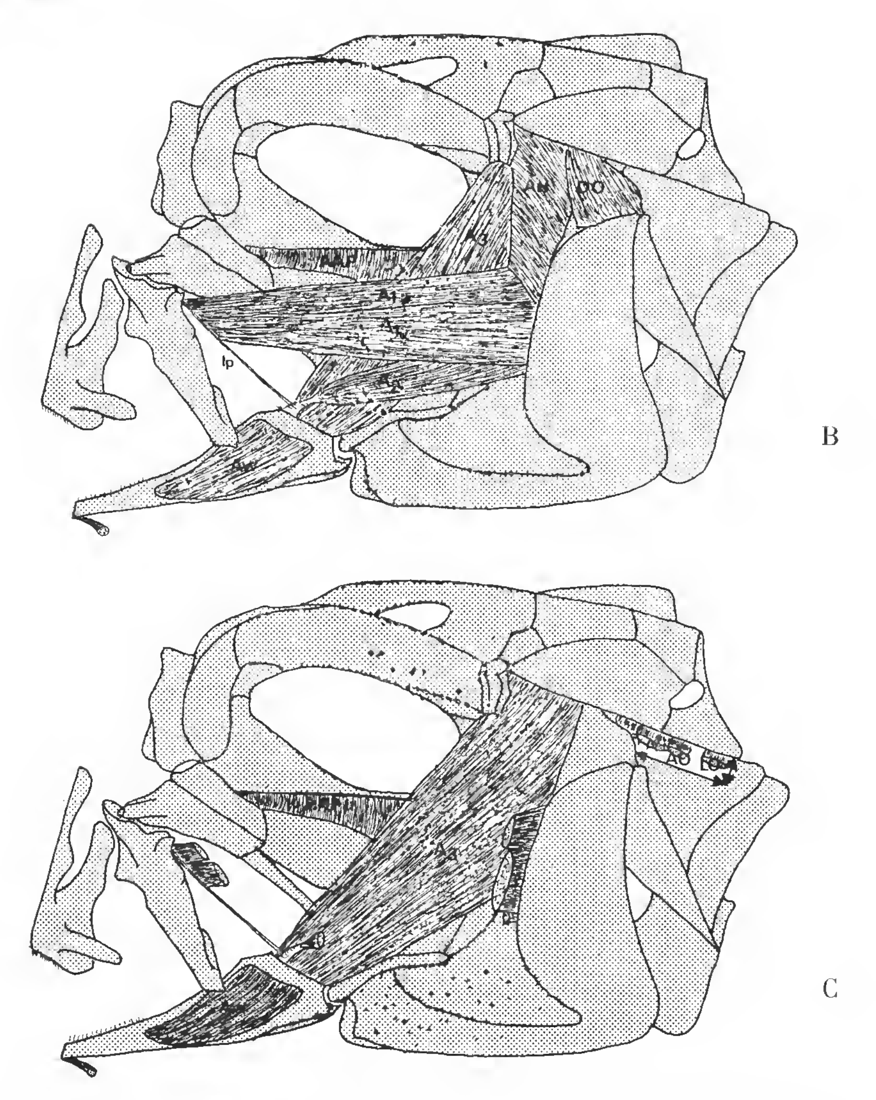


Fig. 4 B. — Musculature céphalique superficielle de *C. coelorhynchus* (la sous-section Aw de l'*adductor mandibulae* n'est en réalité pas visible en vue latérale externe).
Fig. 4 C. — Musculature céphalique de *C. coelorhynchus* après ablation des sections A_1 et A_2 de l'*adductor mandibulae*. L'opercule est entaillé pour que soient bien visibles les muscles qu'il masque. (Abréviations, voir fig. 3 B, C.)

quement, est une force F. Cette force F se décompose en deux forces, une force de rotation R qui provoque un mouvement de remontée du ligament et une force de stabilisation S, dirigée vers le centre de rotation Q qui correspond à l'articulation de la mandibule sur le carré.

Cette force de stabilisation S se décompose à son tour au niveau du carré en une force de stabilisation S_1, faible, et une force de rotation R, qui tend à faire descendre le carré

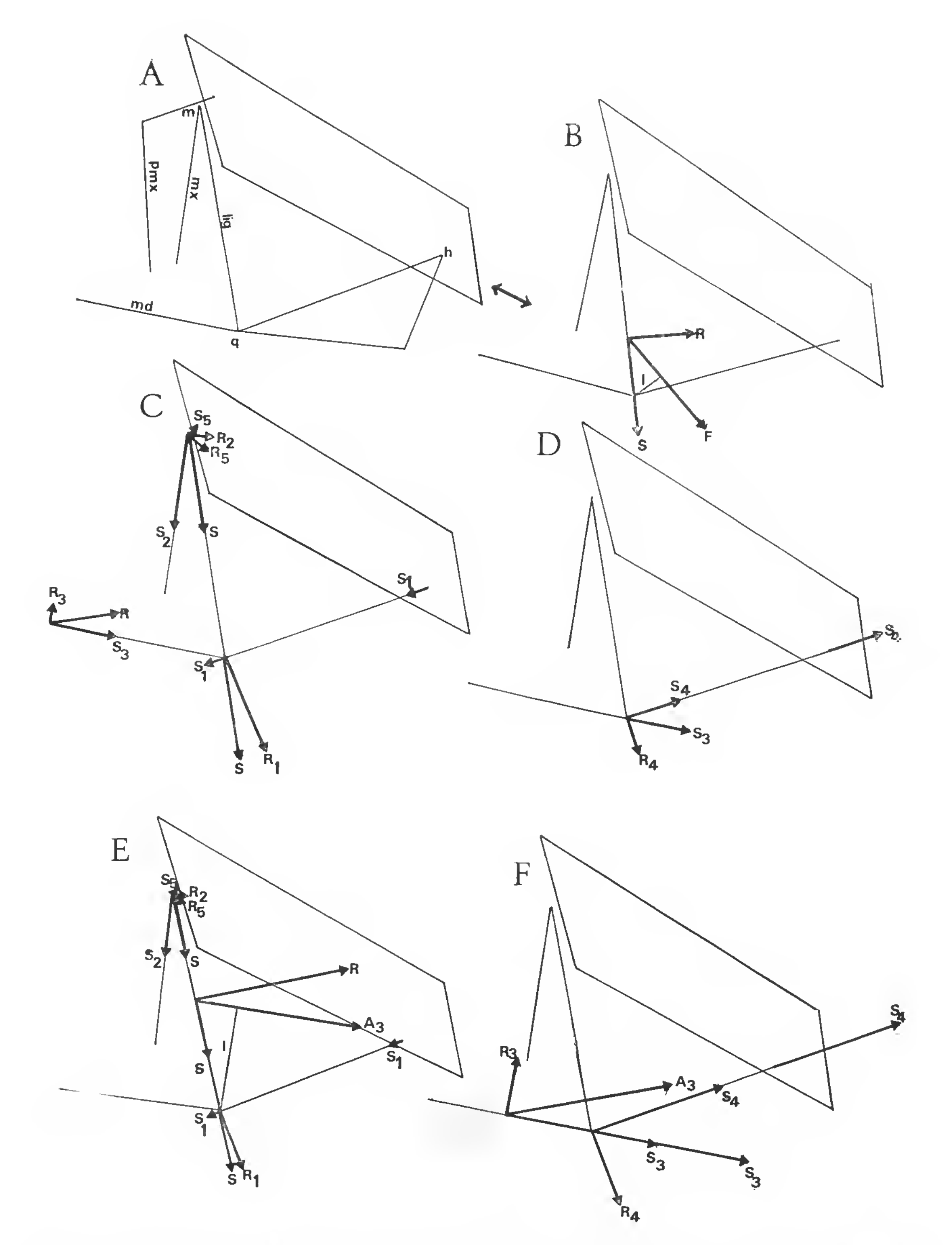


Fig. 5. — Représentation des forces exercées par l'*adductor mandibulae* lors du mouvement de fermeture des mâchoires de *Ventrifossa occidentalis*, en projection sur le plan sagittal. Bouche ouverte.

A, position des différentes pièces osseuses ; B, C, D, décomposition de la force F, résultante des forces exercées par les sections A_1 et A_2 ; E, F, décomposition de la force exercée par la section A_3.

H : articulation de l'hyomandibulaire sur le neurocrâne ; Q : centre de rotation correspondant à l'articulation de la mandibule sur le carré ; M : centre de rotation correspondant à l'articulation du maxillaire sur la partie antérieure du crâne ; Mx : maxillaire ; Pmx : prémaxillaire ; Md : mandibule ; Lig : ligament maxillo-mandibulaire ; R : force de rotation ; S : force de stabilisation; l : bras de levier ; ←→ : axe fixe.

vers l'arrière. S_1 a pour direction l'axe mécanique qui relie Q au point H, centre d'articulation de l'hyomandibulaire sur le crâne.

La décomposition de la force S, au niveau du deuxième centre de rotation M, qui correspond à l'articulation du maxillaire sur le crâne, met en évidence l'existence d'une force de rotation R_2 et d'une force de stabilisation S_2. La force R_2 assure le maxillaire contre la partie antérieure du crâne. Les mouvements du prémaxillaire ne sont que la conséquence de ceux du maxillaire sur lequel les muscles agissent, par l'intermédiaire du ligament maxillo-mandibulaire ; le prémaxillaire est passif, et nous n'envisageons donc chez les deux espèces que les forces qui s'exercent sur le maxillaire et ses déplacements.

Cette force de rotation R_2 peut elle-même se décomposer selon la crête ethmoïdienne, médiane et verticale, en une force S_5, force de glissement qui tend à faire remonter l'ensemble prémaxillaire-maxillaire vers le haut et donc, pratiquement, à faire glisser le prémaxillaire sur la crête de l'ethmoïde, par l'intermédiaire du bloc de cartilage, et une force de compression R_5, qui appuie le maxillaire contre la partie antérieure du crâne.

La force R s'exerce sur la mandibule par l'intermédiaire du ligament maxillo-mandibulaire. Elle se décompose alors en une force de rotation R_3 qui ferme la mandibule et une force de stabilisation S_3 qui, au niveau Q se décompose en une force de stabilisation S_4 qui consolide l'arc hyomandibulaire contre le crâne, et une force de rotation R_4 de mêmes direction et sens que R_1 auquel elle s'ajoute.

Le bras de levier de F par rapport à l'articulation sur le carré est faible ; le muscle agit donc en vitesse.

L'action des sections A_1 et A_2 a donc pour résultat la fermeture de la bouche et un déplacement vers le haut de l'ensemble des mâchoires et de l'arc hyomandibulaire, et la consolidation des mâchoires sur le crâne.

La section A_3, et son prolongement dans la mandibule, la section Aw, exercent une force appliquée sur le ligament maxillo-mandibulaire et sur la mandibule, en leur centre de gravité respectif. La force exercée par A_3, sur le ligament maxillo-mandibulaire se décompose en une force R et une force S, la première contribuant à la remontée du maxillaire. La force S au niveau Q se décompose selon H en une force de stabilisation S, et en une force de rotation R, qui tend à abaisser le carré vers l'arrière.

Au niveau M, la force S se décompose en une force de rotation R_2 qui consolide le maxillaire contre le crâne, et une force de stabilisation S_2. La force R_2 décomposée selon la crête ethmoïdienne, fournit une force de compression R_5 qui contribue à la consolidation du maxillaire sur le crâne, et en une force de glissement S_5.

L'action de A_3 sur la mandibule se traduit par une force de rotation R_3 qui la ferme et par une force de stabilisation S_3 orientée vers Q. Cette dernière force décomposée selon QH fournit une force de rotation R_4 qui s'ajoute à celles s'exerçant déjà à ce niveau et une force de stabilisation qui consolide l'ensemble carré-hyomandibulaire contre le neurocrâne.

Donc, l'action de la section A_3, à laquelle s'adjoint celle réduite de la section Aw, a les mêmes conséquences que les actions de A_1 et A_2 : remontée des mâchoires, fermeture de la mandibule, consolidation de l'ensemble des mâchoires et de leur suspension contre le crâne, et tendance à l'abaissement du carré. Mais le bras de levier de A_3 est faible sur la mandibule, le muscle agit « en vitesse », alors qu'il agit « en puissance » sur le maxillaire.

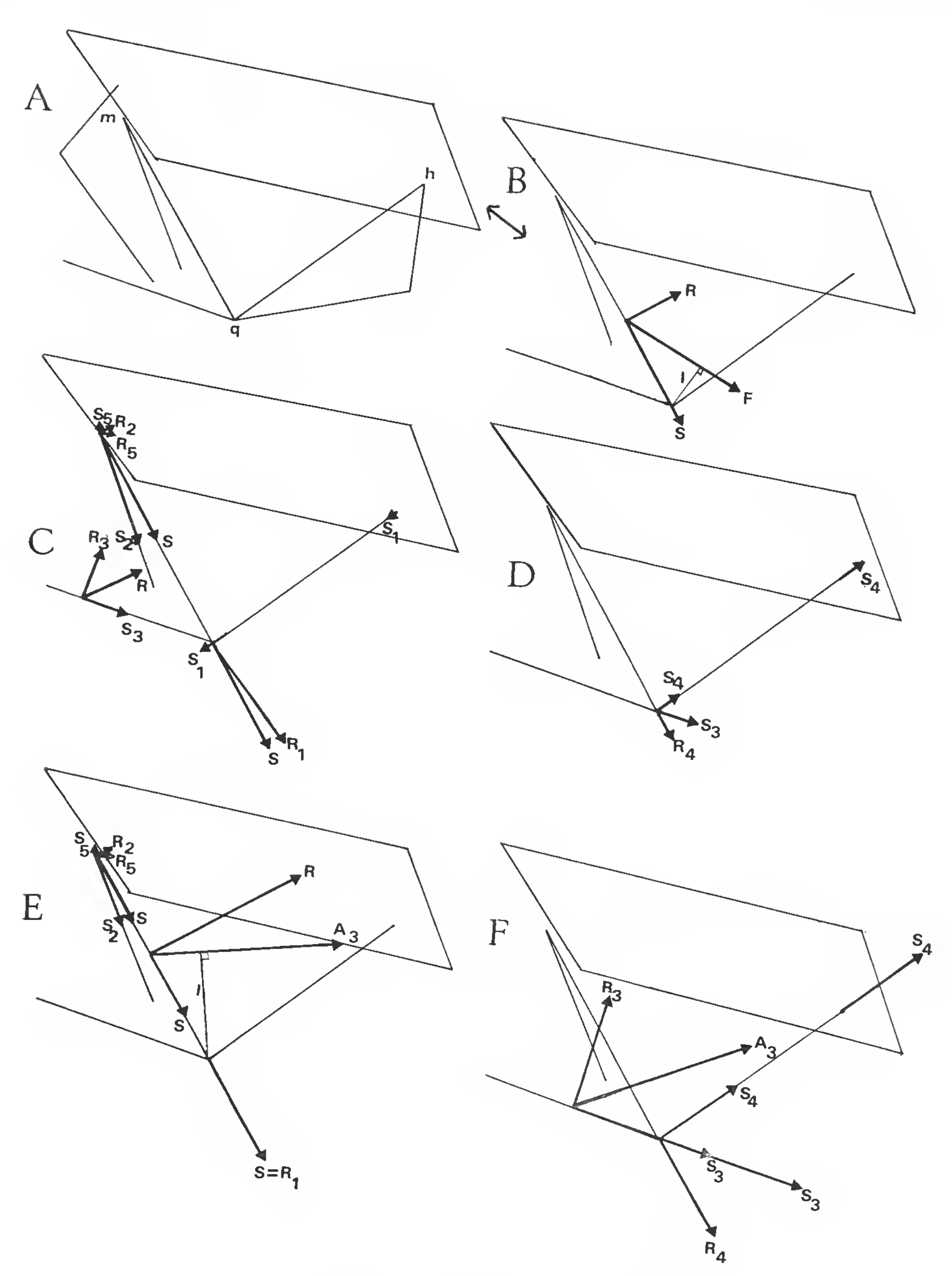


FIG. 5 (*suite*). — *Id.*, bouche à demi fermée.

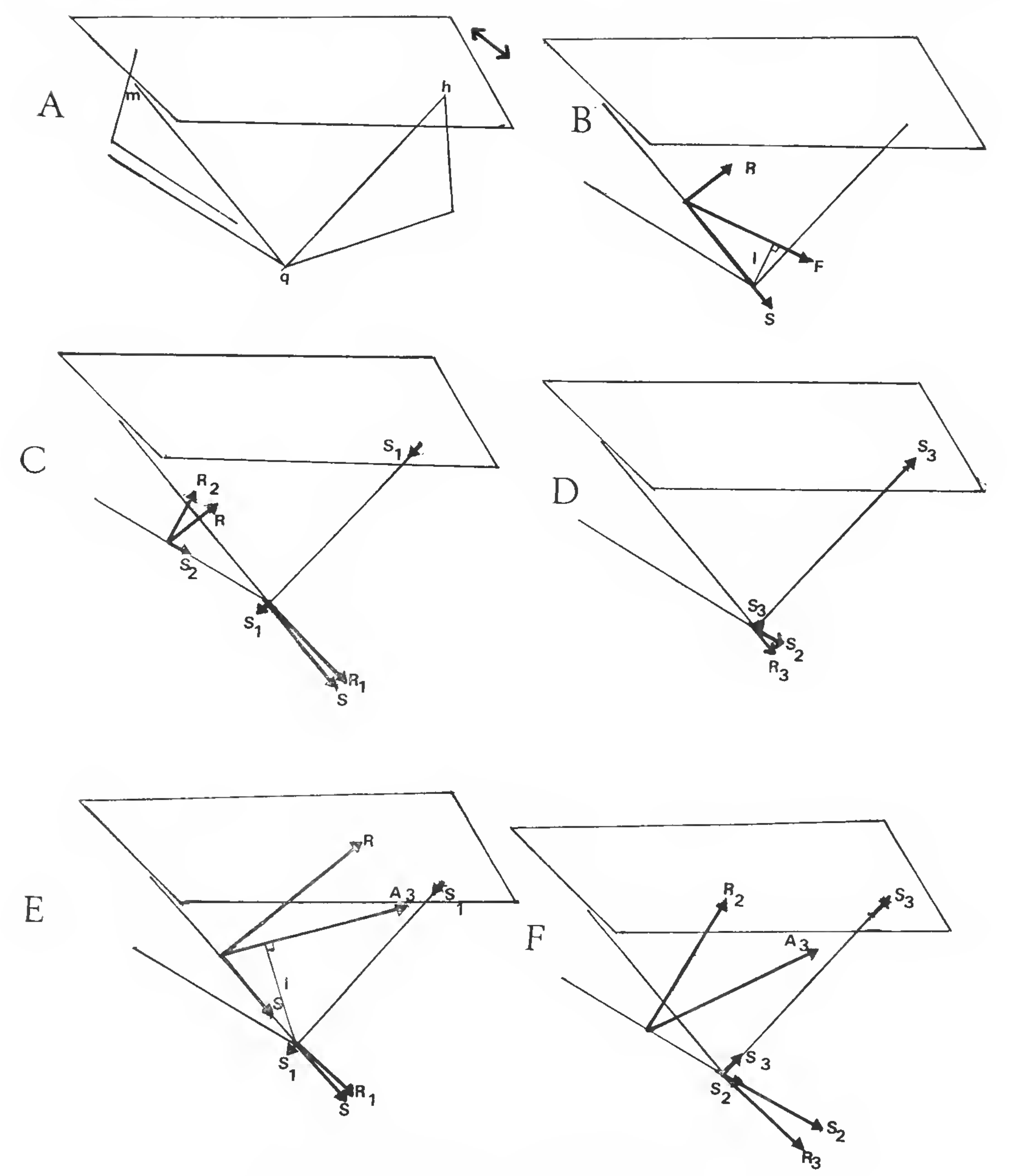


Fig. 5 (*suite*). — *Id.*, bouche fermée en occlusion.

2. **Bouche à demi fermée**

Nous retrouvons ici, avec des intensités et des orientations différentes, les mêmes forces que dans le cas de la figure précédente, et l'action de l'*adductor mandibulae* a les

mêmes conséquences. Les sections A_1 et A_2 continuent d'agir « en vitesse » mais l'action de la section A_3 évolue, elle intervient sur le ligament plus comme un muscle de vitesse et sur la mandibule plus comme un muscle de puissance.

3. **Bouche fermée en occlusion**

Nous considérons la bouche fermée en occlusion, c'est-à-dire que les forces étudiées ici sont théoriques ; dans le cas où les mâchoires se referment sur une proie, celle-ci présente une résistance et donc des forces de réaction dont il faut tenir compte.

Lorsque la bouche est fermée, le ligament maxillo-mandibulaire, le maxillaire et le prémaxillaire peuvent être confondus en un axe mécanique unique. La force F, résultante de l'action des sections A_1 et A_2 se décompose en une force de rotation R qui maintient la bouche fermée, et en une force de stabilisation S qui assure l'ensemble des mâchoires sur l'ensemble carré-hyomandibulaire. Cette force S décomposée en Q, selon QH, fournit une force S de stabilisation faible, et une force de rotation R. L'action de la composante de rotation R sur la mandibule se décompose en deux forces : R_2 qui maintient la bouche fermée et S_2 orientée vers Q, selon l'axe de la mandibule ; la décomposition de cette dernière force en Q donne une force S_3 faible et une force de rotation R_3 également faible.

La force exercée par A_3 sur le ligament maxillo-mandibulaire se décompose en une force de rotation R, de grande intensité, et une force de stabilisation S orientée vers Q. A la différence des sections A_1 A_2, la disposition de la section S_3 lui assure une grande efficacité lorsque la bouche est fermée. La force de stabilisation S se décompose en Q en une force de rotation R, et en une force de stabilisation S, négligeable. L'action de A_3 (et de Aw) sur la mandibule est une force qui se décompose en une force de rotation R_2 qui maintient la mandibule fermée et une force de stabilisation S_2 qui en Q fournit par décomposition selon QH une petite force de stabilisation S_3 et une force de rotation R_3 qui s'ajoute à R_1.

La bouche fermée en occlusion, l'*adductor mandibulae* maintient les mâchoires au contact l'une de l'autre, et les assure sur la face ventrale du crâne. La section A_3 agit plus comme un muscle « de puissance » que comme un muscle « de vitesse ».

L'action de l'*adductor mandibulae* chez *Ventrifossa occidentalis* assure la remontée du prémaxillaire (limitée chez l'espèce à bouche peu protractile), la rotation de l'ensemble des mâchoires autour de l'articulation carré-articulaire et la consolidation de l'ensemble hyomandibulaire-carré contre le crâne. Les forces de rotation qui agissent au niveau du carré et tendent à l'entraîner vers l'arrière, et vers le bas, peuvent équilibrer les forces exercées par une proie capturée qui pourraient tendre à attirer la mâchoire vers l'avant.

Durant toute la durée du mouvement, comme le montre le calcul des moments, l'efficacité des sections A_1 et A_2 qui agissent en vitesse, reste pratiquement constante, de même que l'efficacité, élevée, de la section A_3 sur l'élévation du maxillaire. Au contraire l'efficacité de cette dernière sur l'élévation de la mandibule croît du début à la fin du mouvement, double, et cette section agit de moins en moins en vitesse, donc de plus en plus en puissance. Un tel type de fermeture ne peut qu'être favorable à la capture des grosses proies — Céphalopodes, crevettes, poissons — dont se nourrit fréquemment *Ventrifossa occidentalis* :

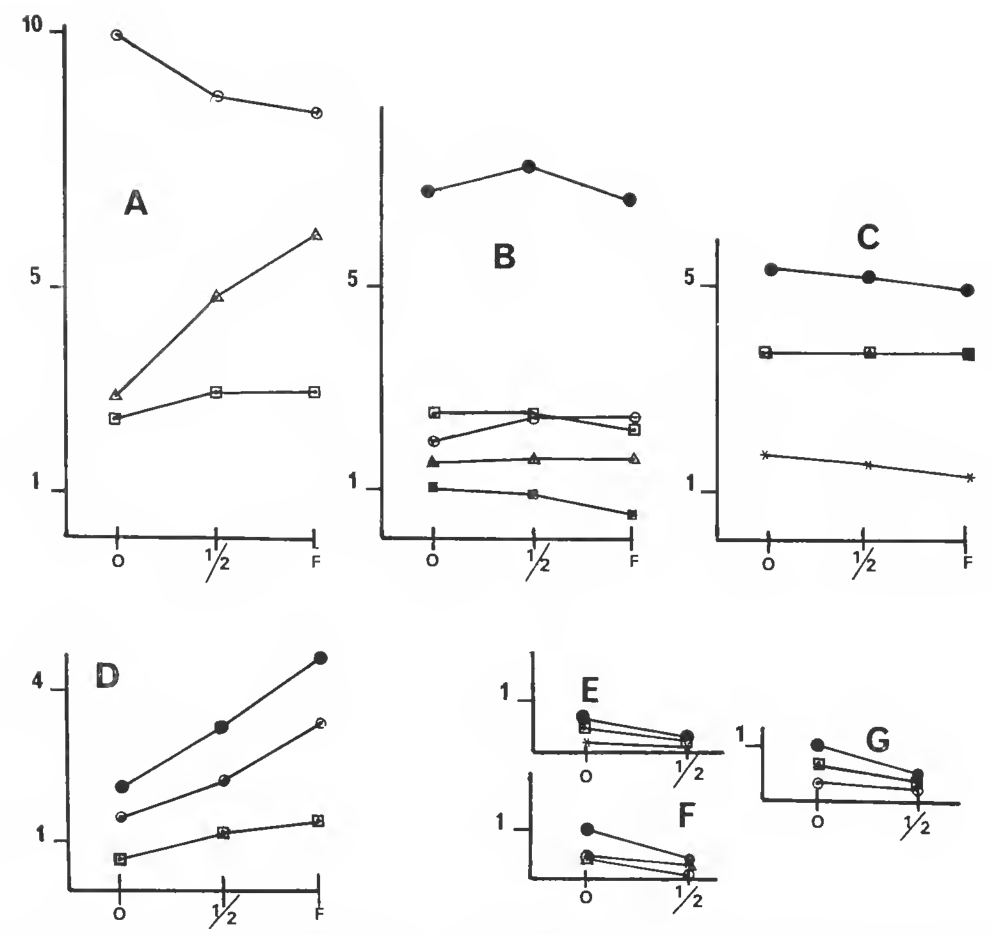


FIG. 6. — Évolution des forces exercées par l'*adductor mandibulae* lors du mouvement de fermeture des mâchoires de *Ventrifossa occidentalis*.

A, moment des forces de rotation agissant au niveau de l'articulation de la mandibule sur le carré. Segment limité par deux carrés : moment de la force F, résultante de l'action des sections A_I et A_2 ; segment limité par deux cercles : moment de la force résultant de l'action de la section A_3 sur le ligament maxillo-mandibulaire ; segment limité par deux triangles : moment de la force résultant de l'action de la section A_3 sur la mandibule.

B, les forces de rotation agissant sur le ligament maxillo-mandibulaire. Segment limité par deux carrés blancs : force R_I de F ; segment limité par deux carrés noirs : force R_4 de F ; segment limité par deux triangles : force R_I de A_3 ; segment limité par deux cercles : force R_4 de A_3 ; segment limité par deux points noirs : résultante.

C, les forces de rotation agissant sur la mandibule. Segment limité par deux astérisques : force R de F ; segment limité par deux carrés blancs : force R de A_3 ; segment limité par deux points noirs : résultante.

D, les forces de glissement sur la crête ethmoïdienne. Segment limité par deux carrés blancs : force R_3 de F ; segment limité par deux cercles : force R_3 de A_3 ; segment limité par deux points noirs : résultante.

E, les forces de compression du prémaxillaire sur la partie antérieure du crâne. Segment limité par deux carrés blancs : force S_5 de F ; segment limité par deux astérisques : force S_5 de A_3 ; segment limité par deux points noirs : résultante.

F, les forces de rotation agissant à l'articulation du maxillaire sur le crâne. Segment limité par deux triangles : force R_5 de F ; segment limité par deux cercles : force R_5 de A_3 ; segment limité par deux points noirs : résultante.

G, segment limité par deux carrés blancs : force R_2 de F ; segment limité par deux cercles : force R_2 de A_3 ; segment limité par deux points noirs : résultante.

Axe des abscisses : O, bouche ouverte ; 1/2, à demi fermée ; F, fermée.

Axe des ordonnées : intensités des forces déterminées graphiquement et exprimées en centimètres.

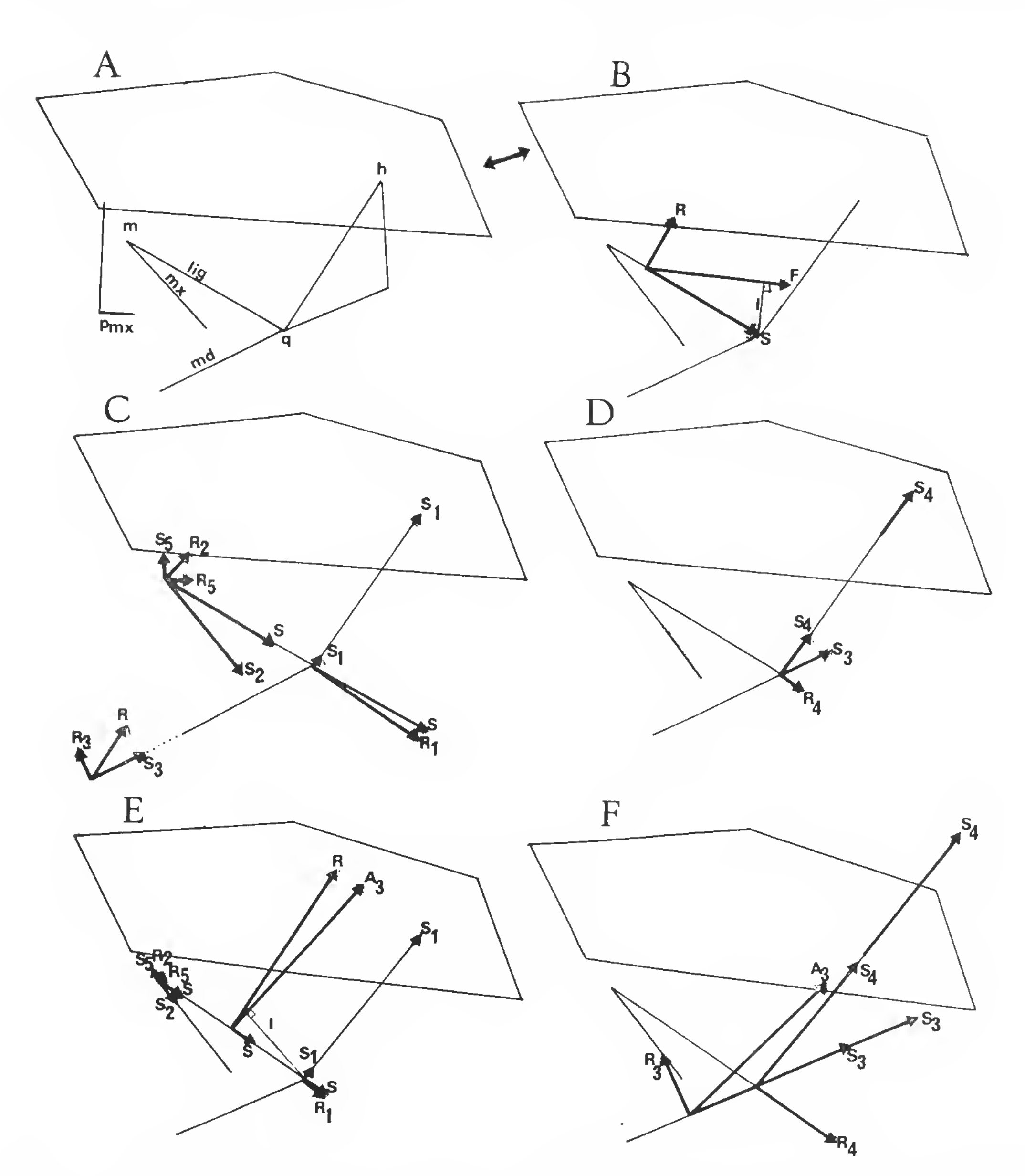


Fig. 7. — Représentation des forces exercées par l'*adductor mandibulae* lors du mouvement de fermeture des mâchoires de *Coelorhynchus coelorhynchus*, en projection sur le plan sagittal. Bouche ouverte.
A, position des différentes pièces osseuses ; B, C, D, décomposition de la force F, résultantes des forces exercées par les sections A_1 et A_2 ; E, F, décomposition de la force exercée par la section A_3.
(Abréviations, voir fig. 5.)

l'*adductor mandibulae* est au maximum de son efficacité quand la proie est effectivement saisie, transpercée par les dents.

La consolidation du maxillaire et du prémaxillaire sur la partie antérieure du crâne reste faible, de même que les forces de glissement qui repoussent le prémaxillaire dans la cavité naso-ethmoïdienne.

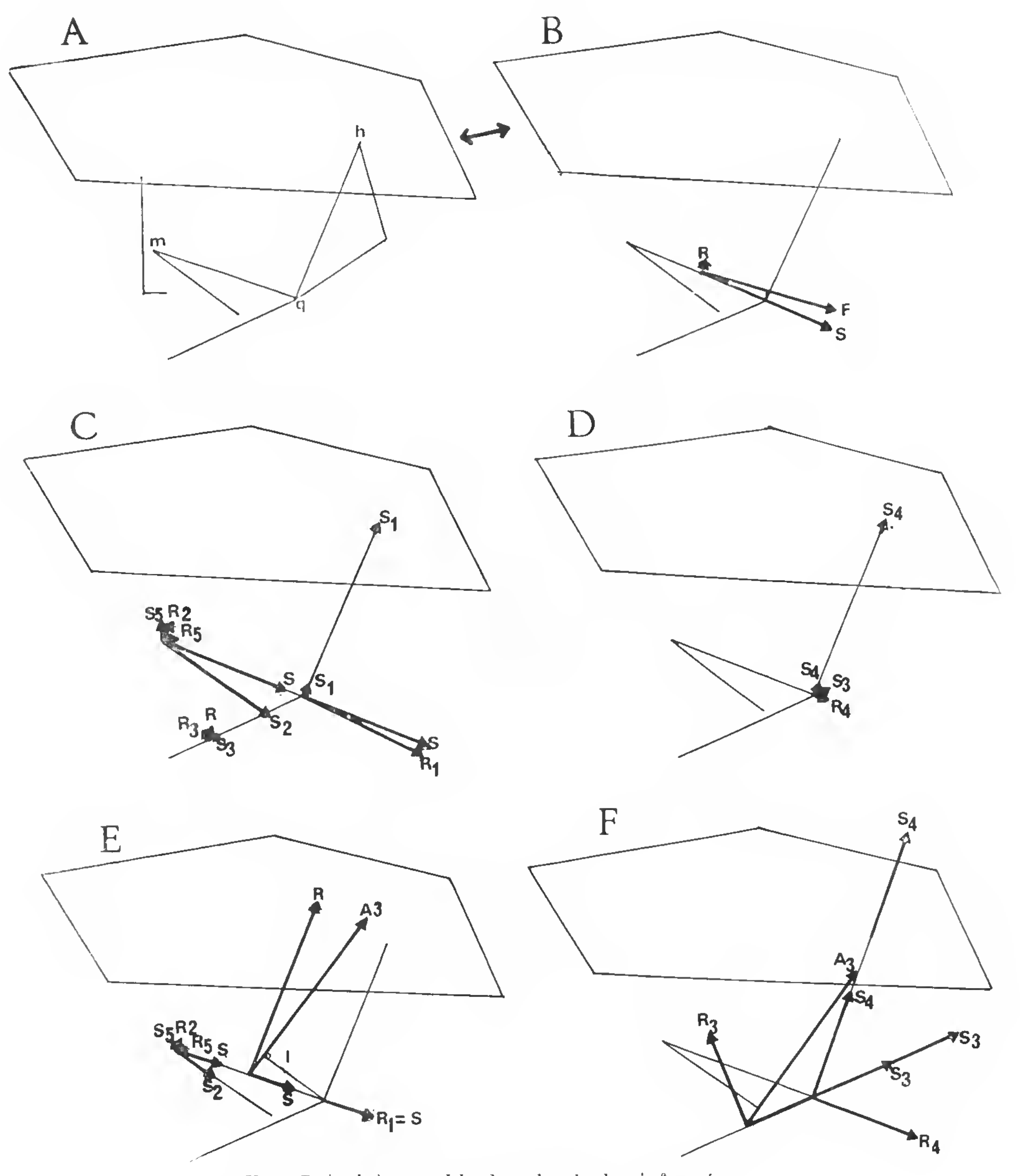


Fig. 7 (*suite*). — *Id.*, bouche à demi fermée.

L'élévation de la mandibule se conjugue avec le mouvement de rotation en descente de l'ensemble de la tête, ce qui accélère le mouvement de fermeture.

Coelorhynchus coelorhynchus (fig. 7 et 8)

Nous retrouvons chez cette espèce les mêmes muscles, les mêmes pièces osseuses et donc les mêmes axes mécaniques et centre de rotation ; la décomposition des forces est donc similaire à celle qui vient d'être décrite chez *Ventrifossa occidentalis*. Les différences entre les deux espèces portent sur l'intensité des forces, leurs direction et sens, leur efficacité, qui découlent de différences morphologiques.

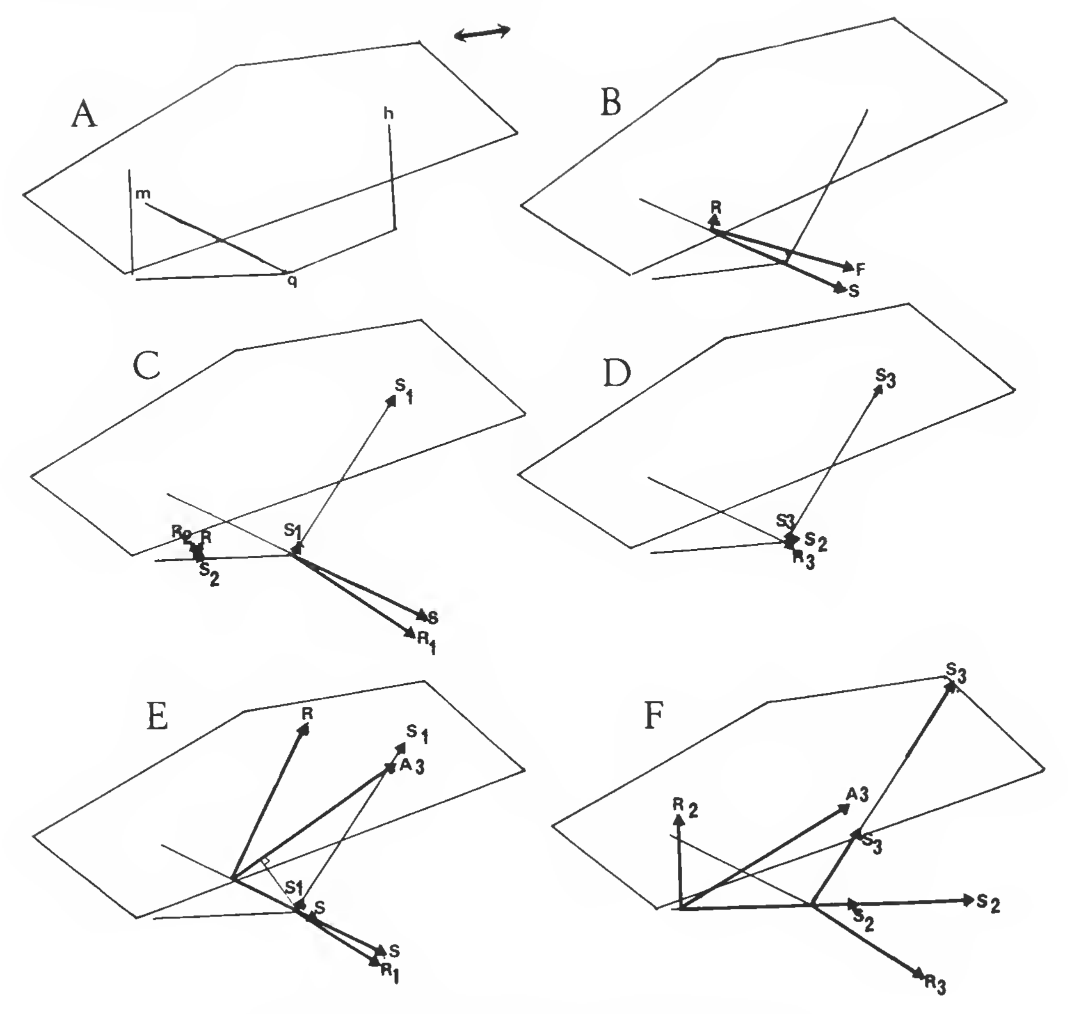


Fig. 7 (*suite*). — *Id.*, bouche fermée en occlusion.

Très rapidement l'action exercée par les sections A_1 et A_2 sur le ligament maxillo-mandibulaire, et donc sur la fermeture de la bouche, s'affaiblit ; en effet ces sections sont, lorsque la bouche est à demi fermée, presque parallèles à l'axe mécanique sur lequel elles agissent. Au contraire, l'action de la section A_3 reste efficace durant toute la durée du mouvement.

La force de glissement S_5 le long de la crête ethmoïdienne, bien que faible, est plus élevée que chez *Ventrifossa occidentalis*. La grande protractilité de la bouche de *Coelorhynchus coelorhynchus* est due à un abaissement considérable du prémaxillaire, sous l'action du maxillaire ; le processus prémaxillaire sort presque totalement de la cavité naso-ethmoïdienne.

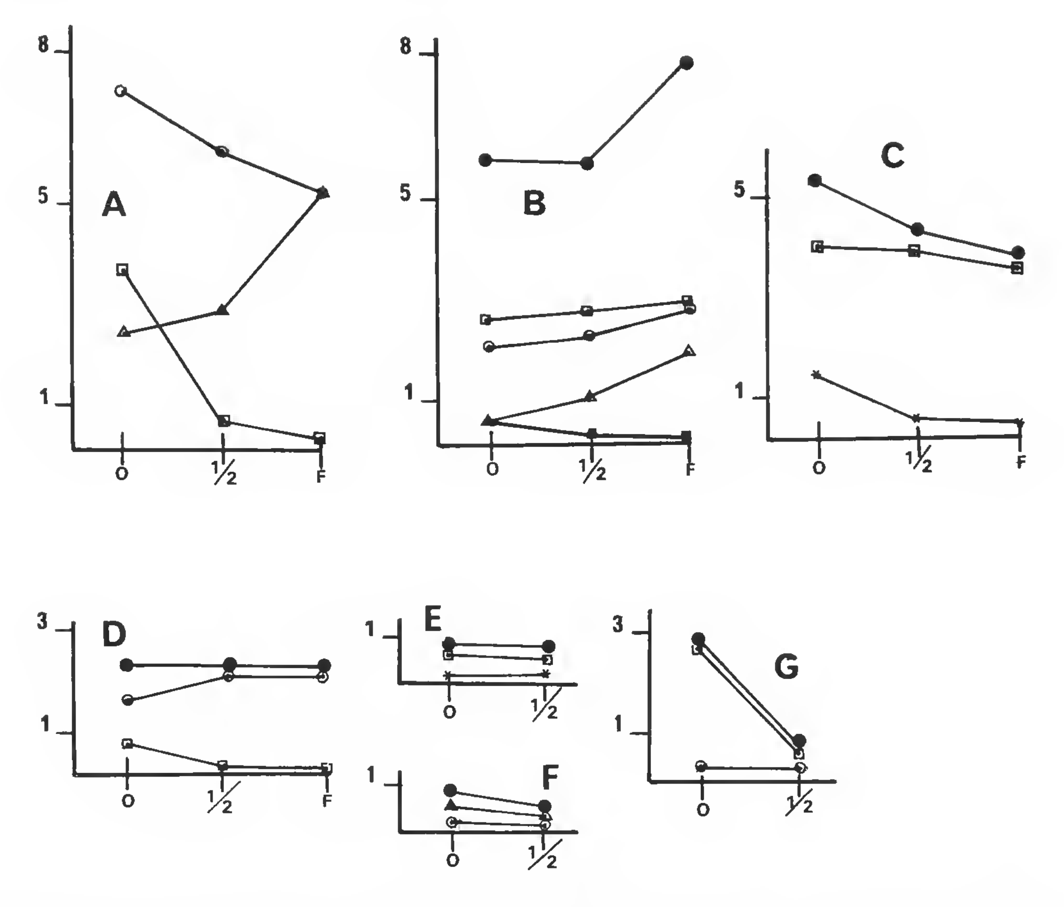


Fig. 8. — Évolution des forces exercées par l'*adductor mandibulae* lors du mouvement de fermeture des mâchoires de *Coelorhynchus coelorhynchus*. A, moment des forces de rotation agissant au niveau de l'articulation de la mandibule sur le carré ; B, les forces de rotation agissant sur le ligament maxillo-mandibulaire ; C, les forces de rotation agissant sur la mandibule ; D, les forces de glissement sur la crête ethmoïdienne ; E, les forces de compression du prémaxillaire sur la partie antérieure du crâne ; F, les forces de rotation agissant à l'articulation du maxillaire sur le crâne.
(Symboles, voir fig. 6.)

Chez cette espèce, comme chez la précédente, l'*adductor mandibulae* assure la rotation de l'ensemble des mâchoires autour du centre de rotation carré-articulaire, l'élévation du prémaxillaire, et la consolidation de l'ensemble hyomandibulaire-carré contre le crâne.

L'examen des moments des forces exercées par les muscles, établis à partir du centre de rotation carré-articulaire, montre que l'efficacité des sections A_1 et A_2 décroît rapidement, ce qui est dû à leur disposition défavorable qui les rend rapidement parallèles à l'ensemble ligament maxillo-mandibulaire-maxillaire, que l'efficacité de A_3 sur l'ensemble maxillaire-prémaxillaire, bien qu'elle diminue au cours de la fermeture, reste importante, mais que la section A_3 (et Aw) agit davantage sur l'élévation de la mandibule en fin de mouvement, ce qui est favorable lorsque *Coelorhynchus coelorhynchus* saisit une proie d'assez grande taille.

La force résultante de l'action de l'*adductor mandibulae* sur la mandibule n'est jamais très élevée, mais est constante. Sur l'ensemble maxillaire-prémaxillaire les forces diminuent au cours de la fermeture de la bouche ; la force la plus efficace, pratiquement constante durant toute la durée du mouvement, est celle due à la constriction de A_3.

C'est durant la première partie du mouvement, de l'ouverture complète à la demi-ouverture, que le mouvement de fermeture de la bouche est le plus important.

Durant toute la durée du mouvement, l'ensemble carré-hyomandibulaire est consolidé sur le crâne par des forces de stabilisation importantes, par contre la consolidation du maxillaire et du prémaxillaire sur la région antérieure du crâne est pratiquement assurée dès que s'amorce le mouvement de fermeture.

Conclusion

Bien que la fermeture des mâchoires, due en particulier à la rétraction de l'*adductor mandibulae* qui est le facteur principal, sinon unique, de ce mouvement, se déroule selon la même séquence chez ces deux espèces de morphologie et d'éthologie alimentaire différentes, elle n'est cependant pas strictement similaire d'une espèce à l'autre.

L'amplitude du déplacement de l'extrémité de la mandibule est, chez *Coelorhynchus coelorhynchus*, plus faible que chez *Ventrifossa occidentalis*, c'est-à-dire que la bouche s'ouvre moins largement.

La forte protractilité de la bouche, limitée par les ligaments qui relient les prémaxillaires et maxillaires au crâne, permet la capture de petites proies, notamment celles qui vivent à la surface du sédiment, qui peuvent être prélevées délicatement sans ingestion de sédiment.

Si l'on considère les moments des différentes sections de l'*adductor mandibulae* il apparaît que l'efficacité de ce muscle est nettement plus grande chez *Ventrifossa occidentalis* que chez *Coelorhynchus coelorhynchus*, surtout quand le mouvement de fermeture se termine, c'est-à-dire quand la proie est pénétrée par les dents qui la retiennent. Les forces mises en jeu par l'*adductor mandibulae* sont plus intenses chez le prédateur que chez le microphage (la comparaison graphique de ces forces est possible car nous avons pris des individus de même taille), en particulier celles qui interviennent sur le mouvement de rotation de la mandibule.

Chez les deux espèces, des forces orientées selon les axes mécaniques consolident l'en-

semble hyomandibulaire-carré-mandibule-maxillaire-prémaxillaire sur le neurocrâne conjointement avec les forces de rotation qui existent au niveau de l'articulation carré-articulaire et qui tirent cet ensemble vers l'arrière ; la résultante de ces dernières forces est toujours élevée et peut s'opposer au mouvement de fuite de l'animal capturé quand il est de grande taille par rapport à son prédateur.

Il apparaît donc que, même une analyse simplifiée des éléments mécaniques et des forces développées par la musculature qui interviennent lors de la préhension de la nourriture, permet de retrouver des différences qui peuvent être mises en corrélation avec l'écologie alimentaire des espèces : plus grande protractilité de la bouche et action musculaire plus faible chez l'espèce microphage que chez l'espèce prédatrice.

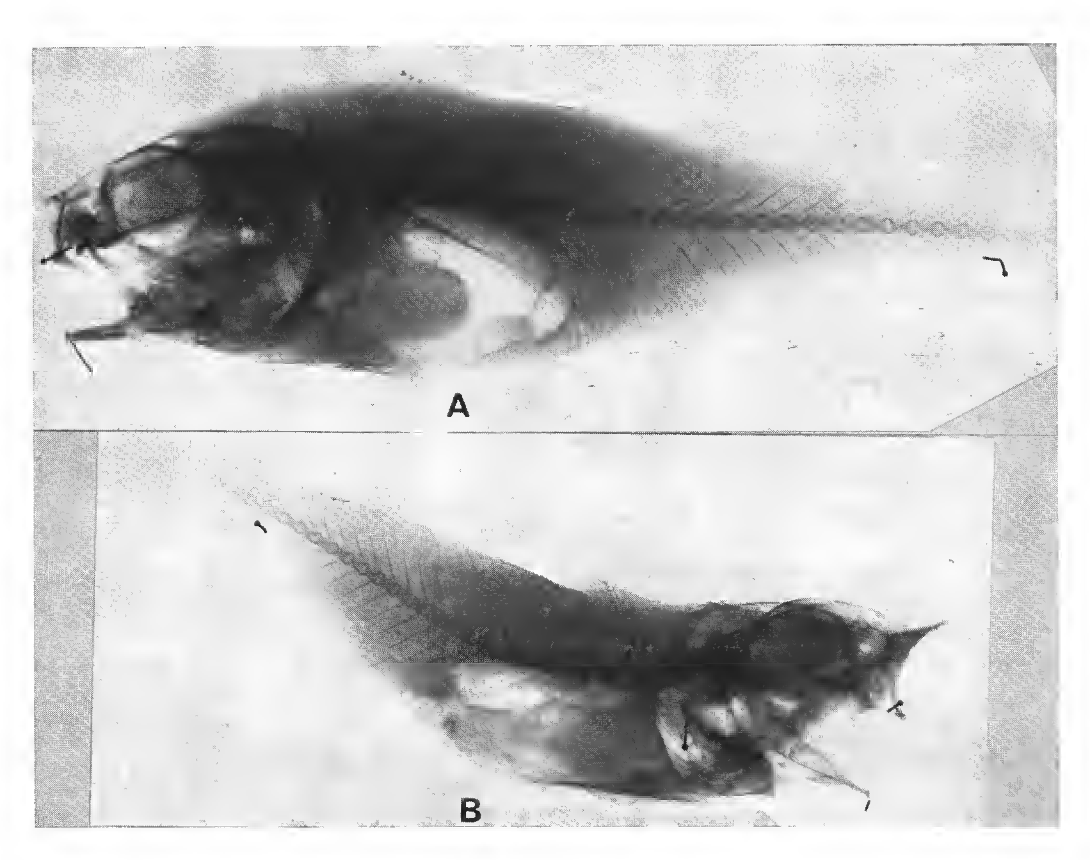


PLANCHE I.

Radiographies de *Ventrifossa occidentalis* (A) et de *Coelorhynchus coelorhynchus* (B), en projection sagittale.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Alexander, R. Men., 1969. — Mechanics of the feeding action of a cyprinid fish. *J. zool. Res.*, **159** : 1-15.

— 1970. — Mechanics of the feeding action of various teleost fishes. *J. zool. Res.*, **162** : 145-156.

Daget, J., 1964. — Le crâne des Téléostéens. *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, n. sér. A, Zool., **31** (2) : 163-341.

Edgeworth, F. H., 1935. — The cranial muscles of vertebrates. Cambridge University Press. 493 p.

Garman, S., 1899. — Reports on an exploration off the west coasts of Mexico, central and south America, and off the Galapagos Islands in charge of Alexander Agassiz, by the U.S. Fish Commission Steamer « Albatross » during 1891, Lieut. Commander ZL. Tanner, U.S.A. commanding. XXVI. The Fishes. *Mem. Mus. comp. Zool. Harv.*, **24**, 431 p.

Geistdoerfer, P., 1975. — Écologie alimentaire des Macrouridae (Téléostéens, Gadiformes). Alimentation. Morphologie et histologie de l'appareil digestif. Place des Macrouridae dans la chaîne alimentaire profonde. Thèse de Doctorat d'État, Université de Paris 6, novembre 1975, 315 p.

Girgis, S., 1952. — The bucco-pharyngeal feeding mechanism in an herbivorous bottom-feeding Cyprinoid, *Labeo horie* (Cuvier). *J. Morph.*, **90** (2) : 281-315.

Gomes, N. M. B., et J.-P. Gasc, 1973. — Étude biomécanique du mouvement de fermeture de la mandibule chez *Ophisaurus apodus* (Sauria, Anguidae). *Papéis Dep. Zool. S Paulo*, **27** (1) : 1-25.

Gregory, W. K., 1933. — Fish skulls : a study of the evolution of natural mechanism. *Trans. Am. Phil. Soc.*, **23** (2) : 69-481.

Liem, K. F., 1970. — Comparative functional anatomy of the Nandidae (Pisces : Teleostei). *Fieldiania, Zool.*, **56** : 166 p.

Marshall, N. B., 1973. — Family Macrouridae. *Mem. Sears Fdn. mar. Res.*, **1** (6) : 496-537.

Matthes, H., 1963. — A comparative study of the feeding mechanisms of some african Cyprinidae (Pisces, Cypriniformes). *Bijdr. Dierk.*, **33** : 3-35.

Okamura, O., 1970. — Studies on the macrouroid fishes of Japan. *Rep. USA Mar. Biol. st.*, **17** (1-2) : 1-179.

Osse, J. W. M., 1969. — Functional morphology of the head of the perch (*Perca fluviatilis* L.) : an electromyographic study. *Neth. J. Zool.*, **19** (3) : 289-392.

Regan, C. T., et E. Trewavas, 1930. — The fishes of the families Stomiatidae and Malacosteidae. *Dana Rep.*, **6** : 1-143.

Ribbink, A. J., 1971. — Contribution to the functional morphology of fishes. Part VI. The jaw mechanism and feeding of the holocephalan, *Callorhynchus capensis* Dumeril. *Zool. Africana*, **6** (1) : 45-73.

Robineau, D., 1973. — Signification fonctionnelle de l'articulation intracrânienne chez *Latimeria chalumnae* (Poisson crossoptérygien coelacanthidé). *C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **277**, sér. D : 1341-1343.

Robineau, D., et J. Anthony, 1973. — Biomécanique du crâne de *Latimeria chalumnae* (Poisson crossoptérygien coelacanthidé). *C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **276**, sér. D : 1305-1308.

Tchernavin, V. V., 1947*a*. — Six specimens of Lyomeri in the British Museum (with notes on the skeleton of Lyomeri). *Linnean Soc. J.-Zoology*, **41** (279) : 287-350.

— 1947*b*. — Further notes on the structure of the bony fishes of the order Lyomeri (*Eurypharynx*). *Linnean Soc. J.-Zoology*, **41** (280) : 377-393.

— 1948. — On the mechanical working of the head of bony fishes. *Proc. zool. Soc*, **118** (1) : 129-143.

— 1953. — The feeding mechanisms of a deep-sea fish *Chauliodus sloani* Schneider. British Mus. (Nat. Hist.), 1953, 111 p.

Winterbottom, R., 1974. — A descriptive synonymy of the striated muscles of the Teleostei. *Proc. Acad. nat. Sci. Philad.*, **125** (12) : 225-317.

Yazdani, G. M., 1969. — Adaptation in the jaws of flatfishes (Pleuronectiformes). *J. zool. Res.* **159** : 181-222.

Manuscrit déposé le 20 octobre 1976.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 3e sér., no 481, sept.-oct. 1977, Zoologie 338 : 993-1020.

Achevé d'imprimer le 15 décembre 1977.

IMPRIMERIE NATIONALE

7 564 003 7

Recommandations aux auteurs

Les articles à publier doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés d'un résumé en une ou plusieurs langues. L'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué figurera sur la première page, en note infrapaginale.

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait).

Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux compliqués devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme une figure.

Les *références bibliographiques* apparaîtront selon les modèles suivants :

Bauchot, M.-L., J. Daget, J.-C. Hureau et Th. Monod, 1970. — Le problème des « auteurs secondaires » en taxionomie. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., 42 (2) : 301-304.

Tinbergen, N., 1952. — The study of instinct. Oxford, Clarendon Press, 228 p.

Les *dessins* et *cartes* doivent être faits sur bristol blanc ou calque, à l'encre de chine. Envoyer les originaux. Les *photographies* seront le plus nettes possible, sur papier brillant, et normalement contrastées. L'emplacement des figures sera indiqué dans la marge et les légendes seront regroupées à la fin du texte, sur un feuillet séparé.

Un auteur ne pourra publier plus de 100 pages imprimées par an dans le *Bulletin*, en une ou plusieurs fois.

Une seule épreuve sera envoyée à l'auteur qui devra la retourner dans les quatre jours au Secrétariat, avec son manuscrit. Les « corrections d'auteurs » (modifications ou additions de texte) trop nombreuses, et non justifiées par une information de dernière heure, pourront être facturées aux auteurs.

Ceux-ci recevront gratuitement 50 exemplaires imprimés de leur travail. Ils pourront obtenir à leur frais des fascicules supplémentaires en s'adressant à la Bibliothèque centrale du Muséum : 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris.


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST.NAT.